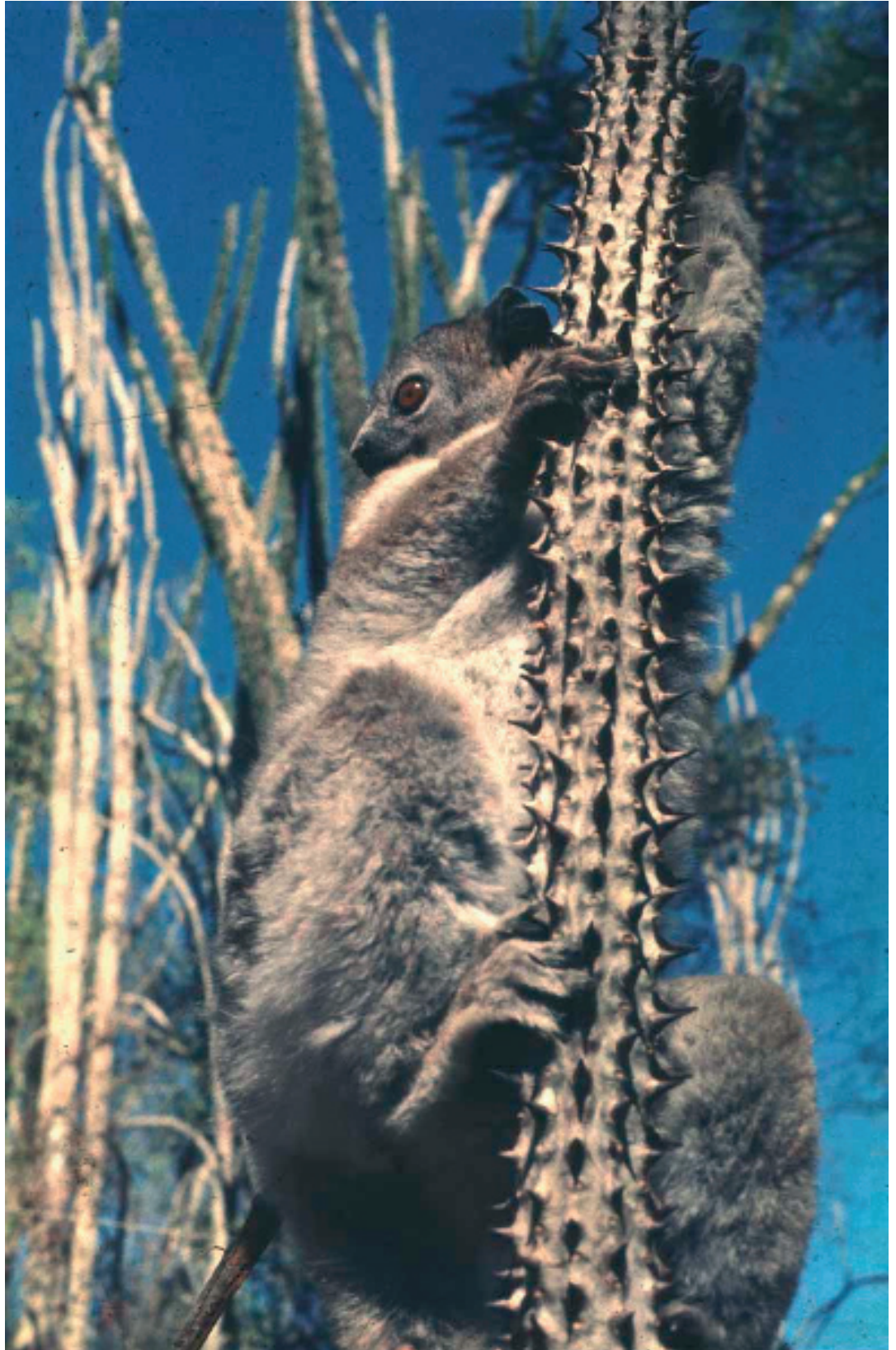


HLADIK C.M., CHARLES-DOMINIQUE P., VALDEBOUZE P., DELORT-LAVAL J. et FLANZY J. (1971) — La caecotrophie chez un Primate phyllophage du genre *Lepilemur* et les corrélations avec les particularités de son appareil digestif. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 272 : 3191-3194.

Lepilemur leucopus
(= *L. mustelinus*) sur
le terrain d'étude du
sud de Madagascar.
Photo : C.M. Hladik



BIOLOGIE. — *La cæcotrophie chez un Primate phyllophage du genre Lepilemur et les corrélations avec les particularités de son appareil digestif.* Note (*) de MM. Claude Marcel Hladik, Pierre Charles-Dominique, M^{lle} Paulette Valdebouze, MM. Jean Delort-Laval et Jacques Flanzy, présentée par M. Pierre-Paul Grassé.

Dans les conditions naturelles, le Lépilemur réingère une partie de son contenu cæcal et intestinal. Nous avons mis en évidence le rôle trophique de ce comportement par l'analyse d'échantillons du contenu du tractus digestif, en particulier par l'étude chromatographique des acides gras. Cette cæcotrophie est en corrélation avec une différenciation du tractus digestif dont nous montrons les particularités les plus remarquables.

La réingestion de matériel cæcal ou intestinal a été observée chez plusieurs Mammifères. Morot ⁽⁶⁾ est le premier à l'avoir décrite chez le Lapin domestique ; le rôle trophique de ce comportement (cæcotrophie) a été étudié chez les Lagomorphes [⁽²⁾, ⁽⁷⁾, ⁽⁹⁾]. La cæcotrophie a été observée également chez plusieurs Rongeurs dont le Castor ⁽⁸⁾, à propos duquel les analyses *in vitro* ⁽⁴⁾ avaient montré le processus de dégradation de la cellulose au niveau du cæcum. Parmi les Insectivores, le comportement dit de « réfection » observé par Crowcroft ⁽³⁾ chez *Sorex araneus* semble être un processus trophique homologue. En ce qui concerne les Primates, aucun comportement de cette nature n'avait été décrit, en dehors de la coprophagie pathologique ; un phénomène bien différent, observé dans les conditions naturelles, vient d'être décrit par deux d'entre nous ⁽¹⁾ chez le *Lepilemur mustelinus leucopus* (F. Major, 1894), petit Lémurien nocturne du Sud de Madagascar se nourrissant essentiellement du feuillage de deux Didiéracées du genre *Alluaudia* : pendant la journée, il réingère certaines « fèces ».

MATÉRIEL ET MÉTHODES D'ANALYSE.

Les échantillons proviennent du tractus digestif de quatre Lépilemurs prélevés dans leur milieu naturel, à différentes heures du jour et de la nuit. Nous avons considéré comme « aliment de base » un mélange homogène des 3 principaux échantillons alimentaires conservés après séchage à l'étuve à 70 °C.

Les contenus des tractus digestifs ont été prélevés sur le matériel fixé *in toto* au formol 10 % ; ils ont été séchés à l'étuve à 70 °C jusqu'à poids constant.

Les lipides ont été analysés selon une méthode mise au point par l'un d'entre nous ⁽¹⁰⁾, et le dosage des acides gras a été effectué par chromatographie en phase gazeuse.

L'azote a été dosée par la technique de Kjeldahl.

Les dosages des hémicelluloses et de la cellulose + lignine ont été effectués selon la technique de Van Soest [⁽¹¹⁾, ⁽¹²⁾].

RÉSULTATS. — L'aliment du Lépilemur ne renferme que 2,7 % de lipides (en poids sec), mais le fractionnement chromatographique des acides gras permet de démontrer le double passage des aliments dans le tube digestif.

On remarque dans l'aliment (tableau I) la présence de cinq acides gras en quantité notable : palmitique, stéarique, oléique, linoléique et linolénique. A 7 h, 2 h après le coucher des animaux, le contenu stomacal a une composition qui se rapproche de celle de l'aliment ; on note toutefois la présence d'acides gras d'origine bactérienne. Le contenu cæcal du même animal (correspondant au même aliment pris en début de nuit) ne contient plus les acides linoléique et linolénique, facilement absorbés (ils pourraient aussi être hydrogénés). Par contre, ce contenu

s'est considérablement enrichi en acides gras à chaînes courtes provenant des lipides bactériens. A 16 h 15, après réingestion des fèces, la composition en acides gras du contenu stomacal se rapproche de celle du contenu cæcal de l'animal précédent, ce qui signifierait que l'estomac renferme une forte proportion de « fèces » réingérées. On remarque cependant une moindre quantité d'acides gras bactériens qui auraient été partiellement absorbés dans le tube digestif. Nous manquons d'éléments pour expliquer les différences notables dans les proportions relatives des acides stéarique et palmitique.

Les résultats du dosage des fractions protidique et cellulosique (tableau II) confirment l'action très importante d'une flore bactérienne au niveau du cæcum. La baisse du taux de protides et l'augmentation apparente du taux des cellulose + lignine dans le contenu stomacal dès le début de la nuit montrent d'abord que les fractions solubles transitent très rapidement, laissant une plus grande proportion de matériaux indigestes. Dans le cæcum, une partie de la fraction cellulosique est hydrolysée en premier lieu, ce qui se traduit par une baisse relative du taux de cellulose + lignine. Le rapport hémicelluloses/cellulose + lignine devient alors très élevé ; il diminue ensuite progressivement le long du côlon, montrant une dégradation progressive et lente des hémicelluloses. Le contenu cæcal est très riche en protides provenant vraisemblablement des sécrétions, de la desquamation de la muqueuse et surtout de la prolifération des bactéries. On trouve une composition assez semblable dans les « cæcotrophes » du Lapin.

OBSERVATIONS HISTOLOGIQUES ET CYTOLOGIQUES. — Les particularités anatomiques du tractus digestif du Lépilémur ont été décrites par deux d'entre nous ⁽¹⁾.

L'examen au microscope électronique de matériel fixé à l'acide osmique à 1 % et inclus à l'« Epon » sur le terrain, nous a permis de préciser quelques points concernant la structure du cæcum et du début du côlon dont le rôle semble primordial dans le processus cæcotrophique.

Les cellules épithéliales sont allongées (*pl.*, *fig. A*) et présentent des parois peu jointives. Les expansions de leurs parois, typiques des entérocytes, sont particulièrement développées (*pl.*, *fig. D*) et font suite à une large bandelette obturante. Ces expansions offrent, au contact de la basale, un aspect très lacunaire.

Dans la lumière cæcale et colique, au contact des microvillosités (*pl.*, *fig. B*), on trouve de nombreuses Bactéries de petite taille (comparées, par exemple, à celle du côlon d'autres Primates).

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Particularités cytologiques de la muqueuse cæcale du Lépilémur

Fig. A. — Aspect de la muqueuse dont on remarque la basale tortueuse sur laquelle les entérocytes prennent contact par des expansions très ramifiées.

Fig. B. — Bactéries au contact des microvillosités, dans la lumière cæcale.

Fig. C. — Cellule caliciforme dont les grains de sécrétion ont une double structure (*voir* commentaire dans le texte).

Fig. D. — Desmosomes entre les ramifications développées formant la zone de contact entre les entérocytes.

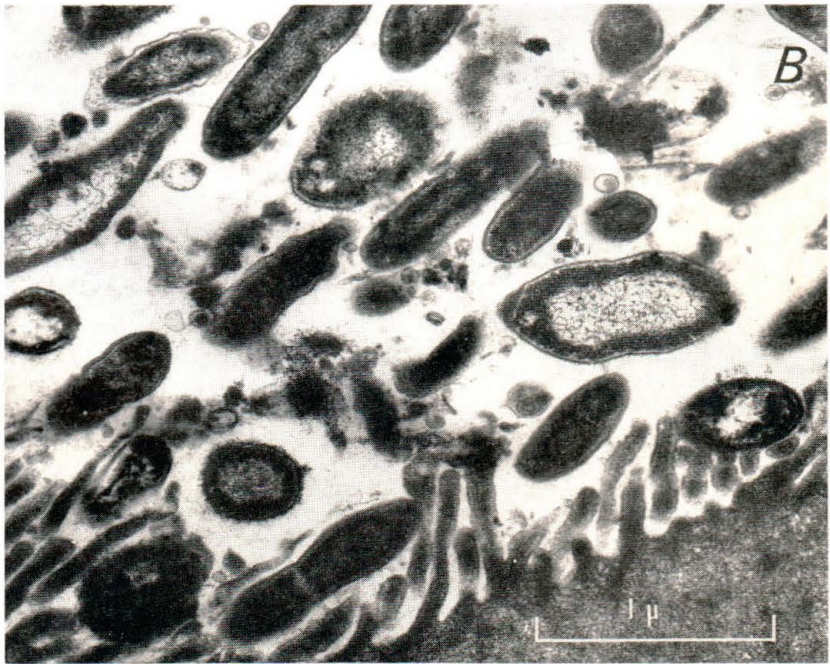
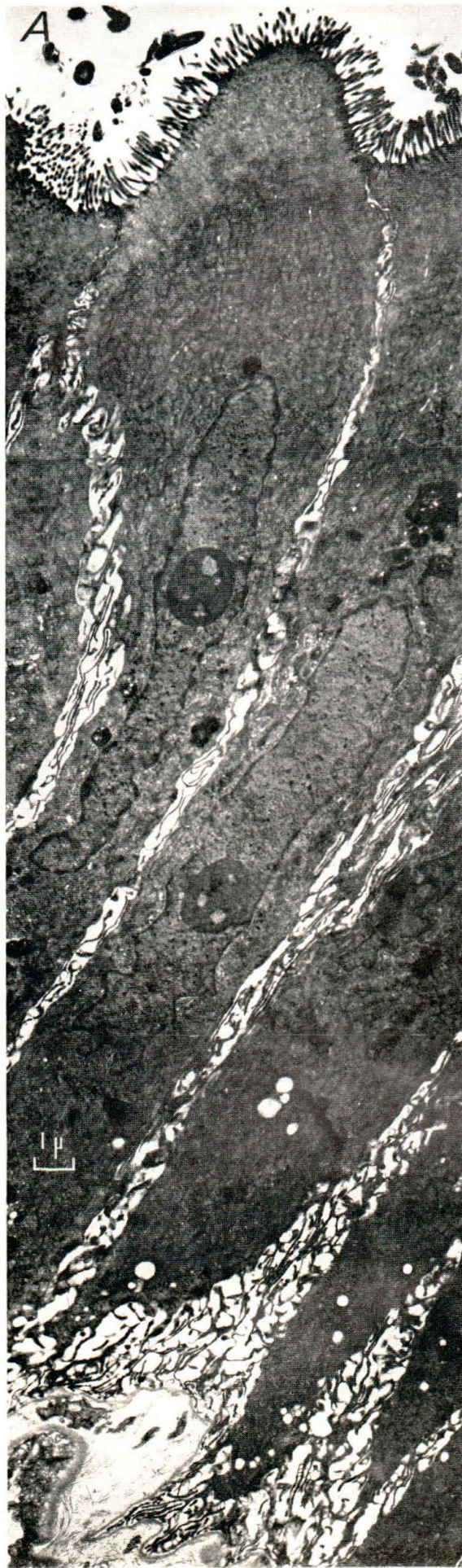


TABLEAU I. — Dosage des acides gras dans les échantillons provenant du tractus digestif de plusieurs *Lépilémurs*

Echantillons	Lipides % de matière sèche	Acides gras microbiens (*)	Teneur en acides gras en % des acides gras dosés							
			C ₁₆	C ₁₈	C ₁₈₌₁	C ₁₈₌₂	C ₁₈₌₃	C ₂₀	C ₂₀₌₁	C ₂₂
Aliment de base correspondant approx. à l'ingéré....	2,7	0	37,6	9,1	14,1	18,8	13,5	2,8	2,5	1,6
Contenu stomacal à 7 h :										
Extrait soluble	4,6	}	45,5	10,9	26,3	12,2	5,1	0	0	0
Savons insolubles	2,5									
Contenu cæcal :										
Extrait soluble	3,0	}	79,9	8,6	11,5	0	0	0	0	0
Savons insolubles	2,9									
Contenu stomacal à 16 h 15 :										
Extrait soluble	7,3	}	64,5	15,6	15,2	4,7	0	0	0	0
Savons insolubles	4,5									

(*) Acides ramifiés, courts (nombre d'atomes de C inférieur à 16), à nombre impair d'atomes de carbone.

TABLEAU II. — Analyse des fractions protidiques et glucidiques des échantillons provenant du tractus digestif de plusieurs *Lépilémurs*

Echantillons	Pourcentage du poids sec			Rapport Hémicelluloses ligno-cellulose
	Protides (N × 6,25)	Cellulose + lignine	Hémicelluloses	
Aliment de base	15,1	21,4	13,6	0,63
Contenu stomacal à 21 h 20	10,3	43,0	23,1	0,54
Contenu cæcal (nuit)	45,8	17,5	49,3	2,8
Contenu cæcal (après-midi)	53,2	13,3	51,8	3,9
Contenu du début du côlon (nuit)	35,4	29,0	34,5	1,2
Contenu du début du côlon (après-midi)	36,0	39,9	21,6	0,54
Contenu de la fin du côlon (nuit)	—	35,3	25,7	0,73
Contenu de la fin du côlon (après-midi)	26,9	45,6	20,6	0,45

Les pourcentages de Protides, exprimés selon la formule conventionnelle $N \times 6,25$, donnent une estimation par excès dans les contenus intestinaux pouvant renfermer des formes azotées simples, riches en azote.

Une autre caractéristique intéressante du cæcum du Lépilémur s'observe au niveau des cellules caliciformes (*pl.*, *fig.* C). Les granules de mucus renferment une sphérule plus dense (sur la préparation imprégnée par l'acétate d'uranyle et le citrate de plomb).

Des formations comparables ont été observées dans les cellules muqueuses de la langue de Salamandre (¹⁴) et dans la muqueuse de l'antré stomacal humain par Zeitun, Potet et Zylberberg (¹³) ; d'après ces auteurs, il semblerait que ces sphérules denses, de nature protidique, aient un rôle enzymatique. Leur présence dans les cellules caliciformes du cæcum du Lépilémur fait donc penser à une activité catabolique particulière à ce niveau (dans l'intestin d'autres Primates examinés, aucune cellule caliciforme ne renferme de formation comparable).

DISCUSSION ET CONCLUSION.

Chez le Lépilémur, la flore bactérienne très diversifiée observée dans le cæcum est responsable de la dégradation poussée de la cellulose et des hémicelluloses qui constituent un apport alimentaire indispensable, ainsi que cela fut montré par le calcul du budget énergétique (1).

Les particularités cytologiques que nous signalons semblent venir compléter ce système de catabolisme intense au niveau du cæcum ; et la réingestion de « fèces » est peut-être indispensable pour l'absorption de certains éléments solubles ou éventuellement de vitamines néoformées. L'extrême brièveté de l'intestin grêle est en corrélation évidente avec le double circuit des ingestats.

D'après la composition en acides gras du contenu stomacal du matin (tableau I), il y a déjà eu action d'une flore bactérienne pouvant éventuellement provenir d'une contamination par les réingestions du jour précédent ; mais il est probable que le Lépilémur commence à pratiquer la cæcotrophie dès le matin, ce qui n'avait pas pu encore être observé et permettrait un recyclage de la plus grande partie du contenu digestif.

Le mécanisme de réingestion de « fèces » se déroule donc selon des modalités sensiblement différentes dans plusieurs ordres de Mammifères et n'est d'ailleurs pas toujours lié au développement du cæcum (*Sorex araneus* en est dépourvu) ; chez un Marsupial, *Phascolarctos cinereus* (⁵), des « fèces » de la femelle, très homologues de cæcotrophes, ne semblent servir qu'à l'alimentation du jeune. Cette « pseudo-rumination » qu'est la cæcotrophie est donc apparue à divers stades de l'évolution et ne traduit que des adaptations convergentes qu'il était très intéressant de découvrir chez l'un des Primates les plus spécialisés vers un régime alimentaire riche en cellulose.

(*) Séance du 2 juin 1971.

(1) P. CHARLES-DOMINIQUE et C. M. HLADIK, *La Terre et la Vie*, 1, 1971, p. 3-66.

(2) A. COOLS et Ch. JENIAUX, *Arch. Int. Physiol. Bioch.*, 69, 1961, p. 1-8.

(3) P. CROWCROFT, *Nature*, 170, 1952, p. 627.

(4) A. CURRIER, W. P. KITTS et I. MCT. COWAN, *Can. J. Zool.*, 38, 1960, p. 1109-1116.

(5) A. K. MINCHIN, *Rec. South. Austral. mus.*, 6, 1937, p. 1-3.

(6) Ch. MOROT, *Rec. Med. Vet.*, 59, 1882, p. 635-646.

(7) V. PROTO, *Prod. anim.*, 4, 1965, p. 1-21.

(8) P. B. RICHARD, *Comptes rendus*, 248, 1959, p. 1424-1426.

(9) E. L. TAYLOR, *Vet. Rec.*, 52, 1940, p. 259-262.

(10) R. TOULEC, J. FLANZY et J. RIGAUD, *Ann. Biol. Anim. Bioch. Biophys.*, 8, 1968, p. 281-289.

(11) P. J. VAN SOEST et R. H. WINE, *J. AOAC*, 50, 1967, p. 50-55.

(12) P. J. VAN SOEST, *J. AOAC*, 46, 1963, p. 829-835.

(13) P. ZEITUN, F. POTET et L. ZYLBERBERG, Rapports présentés aux journées françaises de Gastro-entérologie, Masson, Paris, 1969, p. 10-18.

(14) L. ZYLBERBERG, 7^e Congrès International de Microscopie électronique, Grenoble, 1970, p. 469-470.

Laboratoire d'Ecologie Générale, Muséum National d'Histoire Naturelle,
4, avenue du Petit Château, 91-Brunoy, Essonne ;
Institut National de la Recherche Agronomique,
78-Jouy-en-Josas, Yvelines ;
Laboratoire de Microscopie Electronique appliquée à la Biologie,
CNRS, 105, boulevard Raspail, 75-Paris, 6^e.